第 13 卷 第 4 期
1975 年 10 月

古脊椎动物与古人类
VERTEBRATA PALASIATICA

Vol. XIII, No. 4
Oct., 1975

川滇早泥盆世的无颌类

刘 玉 海

自 1956 年本文作者报导了云南曲靖早泥盆世无颌类以来，中国科学院古脊椎动物与古人类研究所又陆续收集到大量四川、云南早泥盆世的无颌类标本。这些标本的研究，不但将增加我们对早先报道过的曲靖无颌类生物学方面的认识，对古生物学中长期存在的无颌类系统关系上某些重大分歧的解决，提供相当重要的依据，而且对于划分中国南方早泥盆世陆相地层有着重要意义。有鉴于此，为了便于野外地层工作的利用和交流情况，在这里作者将迄今发现于云南、四川的无颌类作一分类纲要和概略记述。

单鼻孔类 Monorhina (＝头甲鱼形 Cephalaspidomorphi)
盔甲鱼亚纲 Galeaspida

头偏平，头和躯干前部包裹着与骨甲鱼类相似的头甲。脑颅与脏骨外面敷有一层骨化骨。

头甲位于肩带之间的间带部分甚短，或者很长。胸角发育。胸窦发育，向着后方，或者朝向侧方。

眼孔甚大，位于头甲两侧；或者很小，彼此靠近。鼻垂体孔位于头甲顶部，呈狭长的裂隙状，或呈大的卵圆形。松果孔甚小，位于眼孔之后。“电区”缺如。

头甲沿吻缘和侧缘折向腹面，在头甲腹面形成半环形的腹环。头甲腹面中央为大的口鳃窗，可能同骨甲鱼类一样，该窗为许多小的骨片覆盖。根据前颌弓的形状和位置，可以推测口孔位于口鳃窗前缘，可能为横裂，即宽大于长。小的鳃孔排列于腹环内缘、口鳃窗两侧，最前面的一对鳃孔位置与背面眼孔的后侧角相对。

鳃弓背部分与内颅底部愈合呈脊状，鳃弓腹部分呈不分节的棒状，两侧相对应的鳃弓在腹中线愈合。前颌弓、颌弓、舌弓及第 1 鳃弓 (舌咽弓) 之间的 3 对鳃囊退化，因此口腔向后扩展。前颌弓、颌弓背部分完全退化，舌弓尚部分残留。但上述 3 对鳃弓(其中最后一对在现有标本中缺失)腹部分则仍保持原来的形状和位置。

感觉沟中包括一对主侧线沟，与异甲鱼类和骨甲鱼类 (如 *Trematаspis*) 的背中感觉沟相当，每条主侧线沟向侧面发出 3 条横枝，其中第 2 横枝向背中伸延并与对侧相应的枝汇合，形成沟通两主侧线沟的联络枝。眶下沟甚短。眶上沟呈 V 形。眶上沟之前为一对前缘沟，这对感觉沟在 *Nanpanaspis* 中缺如。

盔甲鱼目 Galeaspiformes Liu 1965

头甲间带部分甚短；胸角很发育；胸窦朝向后方；眼孔甚大，位于头甲两侧；鼻垂体孔呈狭长的裂隙状；眶上沟发育，向后伸延甚远，与沟通主侧线沟的联络枝汇合；前缘沟发

育;迷走鳃弓数目 7 对以上。

盔甲鱼科　Galeaspidae Liu 1965

盔甲鱼属　*Galeaspis* Liu 1965

属型种：张氏盔甲鱼　*G. changi* 1965

（插图 1）

Galeaspis changi, 1965, 刘玉海,古脊椎动物与古人类,9 卷,2 期。

地点及层位　云南曲靖廖角山;早泥盆世,翠峰山组,泥灰岩段。

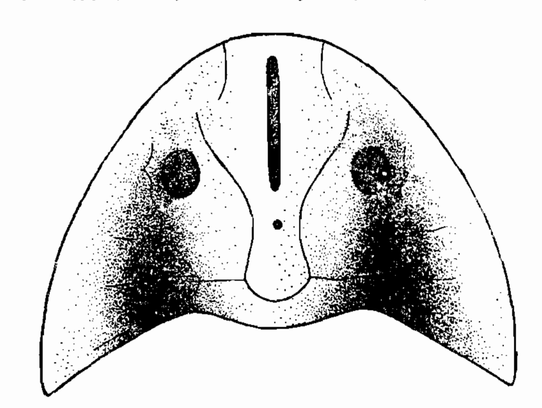


图 1　张氏盔甲鱼（*Galeaspis changi* Liu），头甲背视 ×1。

徐家冲盔甲鱼　*G. xujiachongensis* sp. nov.

（插图 2、3；图版 I, 1）

头甲吻缘不具吻角,但较窄;胸窦窄，界限明显；胸角末端呈向内钩曲的喙状;眼孔位置较靠后，由眼孔前缘至头甲吻缘的距离大于眼孔后缘至头甲后缘的距离；鼻垂体孔较短,长度不及松果孔至头甲吻缘距离的 2/3；眶上感觉沟与前缘感觉沟汇合。

地点及层位　曲靖三岔公社徐家冲水库附近;早泥盆世,徐家冲组。

南盘鱼目　Nanpanaspiformes ord. nov.

头甲间带部分甚长;胸角明显,但甚短;胸窦狭窄，于头甲两侧呈缺刻状，开口向着侧方;眼孔很小,靠近头甲背中部;鼻垂体孔大,呈卵圆形。眶上感觉沟不与主侧线沟间的联络枝汇合;前缘感觉沟缺如;迷走鳃弓数目在 7 对以上。

南盘鱼科　Nanpanaspidae fam. nov.

唯一的科,特征从目。

南盘鱼属　*Nanpanaspis* Liu 1965

属型种：小眼南盘鱼　*N. microculus* Liu 1965

（插图 4）

Nanpanaspis microculus, 1965, 刘玉海,古脊椎动物与古人类,9 卷,2 期。

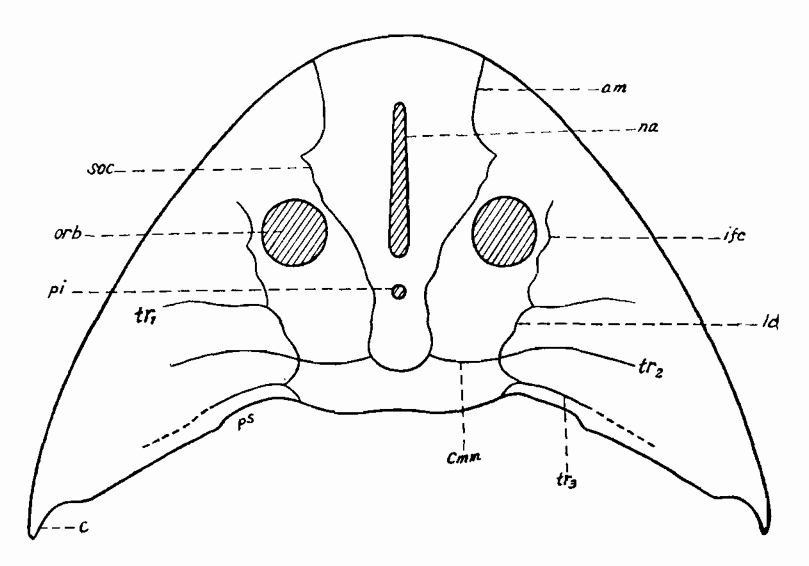


图 2 徐家冲盔甲鱼（*Galeaspis xujiachongensis* sp. nov.）头甲背视 ×1。
am 前缘沟（anterior marginal canal）；c 胸角（pectoral cornu）；cmm 背中联络沟（median dorsal commissure）；ifc 眶下沟（infraorbital canal）；lc 主侧线沟（main lateral canal）；na 鼻垂体孔（naso-hypophysial opening）；orb 眼孔（orbital opening）；pi 松果孔（pineal opening）；soc 眶上沟（supraorbital canal）；ps 胸窦（pectoral sinus）；tr_{1-3} 主侧线沟横枝 1—3（transvesal branches of the main lateral canal）。

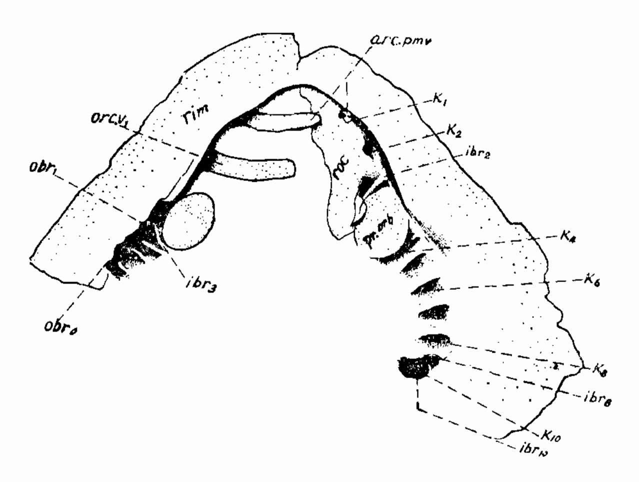


图 3 徐家冲盔甲鱼（*Galeaspis xujiachongensis* sp. nov.），头甲背视 ×1。
arc. pmv 前颌弓（hypotrematic half of premandibular arch）；arc. v_1 颌弓（hypotrematic half of mandibular）；ibr_2 舌脊残余（survival of hyoid ridge）；ibr_{3-10} 鳃间脊 3—10（interbranchial ridges 3—10）；k_1 可能代表前颌穴残余（probably representing the survival of premandibular fossa）；k_2 可能代表颌穴残余（probablly representing the survival of mandibular fossa）；k_{4-10} 鳃穴 4—10（branchial fossae 4—10）；obr_{1-4} 鳃孔 1—4（branchial openings 1—4）；pr. orb 眶腹突（orbital prominence）；rim 腹环（ventral rim of head shield）；roc 口腔顶（roof of oral cavity）。

地点及层位　同 *Galeaspis changi*。

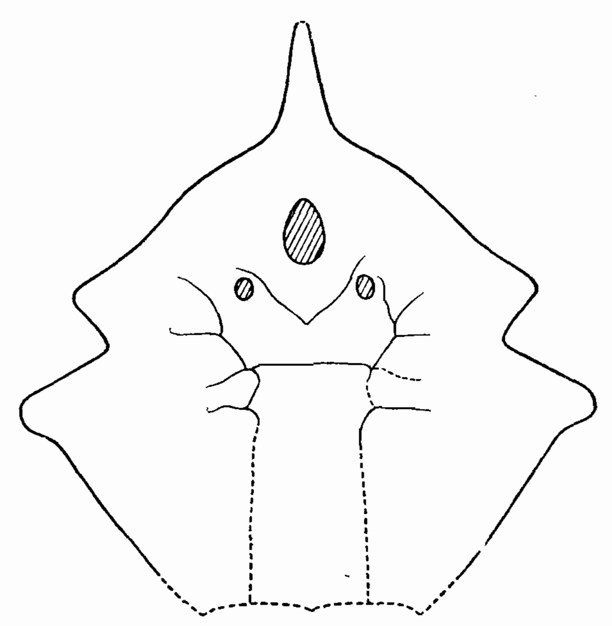


图 4　小眼南盘鱼（*Nanpanaspis microculus* Liu），头甲背视 ×1。

双鼻孔纲　Diplorhina（＝鳍甲鱼形 Pteraspidomorphi）

多鳃鱼亚纲　Polybranchiaspida

头及躯干前部包裹有坚固的甲胄，甲胄由一件背甲和一件腹甲组成。背甲沿吻缘及两侧缘折向腹面，形成半环形的腹环。腹甲甚小，仅占有头与躯干前部的中央部位，腹环与腹甲间的空隙由许多多角形小骨片组成的镶嵌带填充。各鳃囊的外鳃孔开口于头区腹面腹环内侧，其中第 1 外鳃孔约与眼孔后侧角相对。

背甲一般前窄后宽，略呈心脏形或三角形；前部较平，向后逐渐升高；吻缘圆钝，或突伸为吻突；背甲两后侧角突出，形成发育的胸角，胸角呈叶状或棘状；背甲后缘向后突伸为背棘，不具背棘的种类后缘凹进。

腹甲呈四边形，前缘与后缘均凹进。

口孔背位，洞穿背甲，通常或多或少宽大于长，近于圆形、椭圆形、前缘平的半圆形、前缘凸的新月形。眼孔位于背甲两侧，洞穿背甲或者在背甲边缘呈缺刻状。松果孔甚小。外鼻孔不存在。

感觉沟系统一般包括有 1 对主侧线沟，该沟前部靠近眼孔部分属于眶下沟；每条主侧线沟向侧方发出 4—8 条横枝；两条主侧线沟之间由一条横的联络枝沟通；眶上沟呈 V 形；由眶上沟继续向前侧方为 1 对前缘沟；于眼孔前方眶上沟和眶下沟前端之间具 1 对眶上联络枝，该枝在眼孔位于背甲边缘的种类中不存在。有的种类的感觉沟退化，仅具 1 对主侧线沟。

鱼体甲胄后的躯干部分裸露，不具鳞片或骨片。只有尾鳍，可能为倒歪尾，尾鳍鳍膜由钙化的内鳍条（internal ray）支持。

内颅表面敷以骨化层，脏骨背部分与内颅底部愈合。脏骨包括三部分组成，其前部为口盖区，口盖区前端为口孔，沿口孔腹面形成脊状的口腹环。由于前颌鳃穴失去呼吸功能，而加入口腔，因此口盖区与其后面的鳃区之间的界线为颌脊（ibr_1）。前颌脊很低，而前颌鳃穴则较比其后面具呼吸功能的那些鳃穴浅。在每侧前颌鳃穴的中背端具一对深凹陷的卵圆形内鼻穴，裂隙状的内鼻孔开口于内鼻穴顶部的前内角。在 *Sanqiaspis* 的背甲内模中所显示的前颌脊和前颌鳃穴似乎并不比后面具有呼吸功能的鳃间脊和鳃穴低或浅，亦未显示出内鼻穴，由于其前颌鳃穴没有对应的外鳃孔，可知这对鳃穴同样失去呼吸功能，根据同 *Polybranchiaspis* 的比较，其内鼻孔似乎亦应开口在前颌鳃穴中。自颌脊向后为脏骨的鳃区部分，鳃区沿背甲侧壁向后侧方伸延，在后部形成一对指向后侧方的叉形尾部。于胸角发育为特别肥大的叶状的种类中，鳃区侧缘（或腹环内缘）远离背甲侧缘，且叉形尾弯向中后方。鳃区前部的鳃间脊和鳃穴基本上是横的，进入鳃区尾部之后的鳃间脊和鳃穴，其背中端逐渐向前方倾斜。在不同种类里，迷走鳃间脊的数目变化很大，少者8对，多者可达13对。鳃区两尾部之间为脏骨的围心区，围心区不具鳃间脊和鳃穴，呈前窄后宽的梯形，并由两侧向背中隆起，按围心区的位置，似乎与七鳃鳗的围心软骨相当。

中枢神经了解甚少，延脑狭长，小脑不发育，未从延脑分离出来。半规管每侧一对（潘江，1973）。

脊椎骨很原始，只有神经突发育，各神经突形状一致，呈尖端向上的五角形。

多鳃鱼目 Polybranchiaspiformes Liu 1965

多鳃鱼科 Polybranchiaspidae Liu 1965

胸角呈叶状；口孔呈横宽的椭圆形或半圆形；眼孔洞穿背甲；感觉沟系统发育，分布一般呈 *Polybranchiaspis* 型。

本科计包括四属，凡明显不能列入其他科，而由于材料限制目前又缺乏充分证据成立独立科的属种均置入本科，因此本科所包括的成员是否属自然类群尚待研究。

多鳃鱼属 *Polybranchiaspis* Liu 1965

背甲不具吻突；胸角呈叶状，但不特别肥大，胸角末端与背棘末端接近在同一水平线上；腹环内缘沿背甲侧缘向后侧方伸延；主侧线沟具4对或5对发育的横枝；感觉沟末端不分叉成枝状或多边形放射状。

属型种：廖角山多鳃鱼 *P. liaojiaoshanensis* Liu 1965

（插图5）

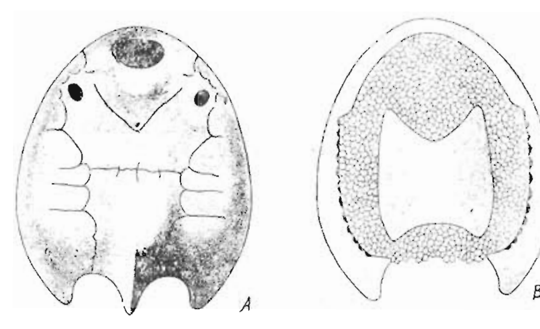
Polybranchiaspis liaojiaoshanensis. 1965，刘玉海，古脊椎动物与古人类，9卷，2期。

地点及层位 曲靖廖角山；早泥盆世，翠峰山组，砂岩段及泥灰岩段。曲靖翠峰山、宜良万寿山、嵩明小练灯；翠峰山组，砂岩段。曲靖县城西南角廖角山脚；早泥盆世，玉龙寺组，黑色页岩层。

小甲多鳃鱼 *P. minor* sp. nov.

（图版II，2）

体形很小的多鳃鱼，背甲长约2厘米；口孔较大，呈横宽的椭圆形；主侧线沟具5对发



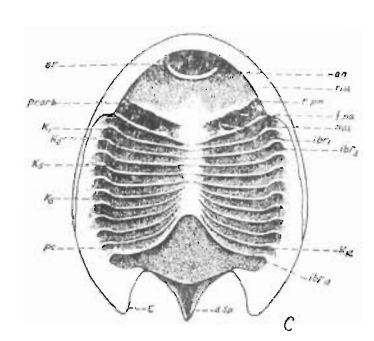


图 5　廖角山多鳃鱼 (*Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* Liu)，A. 背甲背视 ×2/3；B. 头部腹视 ×2/3；C. 背甲腹视 ×2/3。
an 口腹环 (suboral annular)；c 胸角 (pectoral cornu)；d.sp 背棘 (dorsal spine)；f.na 内鼻穴 (internal nasal fossa)；ibr_{1-12} 鳃间脊 1—12 (interbranchial ridges 1—12)；k_{1-12} 鳃穴 1—12 (branchial fossae 1—12)；nos 内鼻孔 (internal nostralis)；or 口孔 (oral opening)；pc 围心区，可能相当七鳃鳗之围心软骨 (pericardial area, probably corresponding to pericardialcartilage of *Petromyzon*)；pr.orb 眶腹突 (orbital prominence)；r.pm 前颌脊 (premandibular ridge)；rim 腹环 (ventral rim of dorsal shield)。

育的横枝；纹饰由小的颗状突起组成。

地点与层位　曲靖廖角山新寺；早泥盆世翠峰山组，砂岩段。

玉龙寺多鳃鱼　*P. yulongssus* sp. nov.

(图版 III，1)

背甲长约 10 厘米，背甲较宽，宽接近于长，背甲松果前区（松果孔至吻缘的距离）较短；主侧线沟的横枝向前集中，第 3 横枝位于背甲 1/2 分界线略前。口孔小，近于圆形，宽稍大于长；纹饰似乎由基部为放射脊纹的突起组成。

地点及层位　曲靖县城西南角廖角山脚；早泥盆世，玉龙寺组，黑色页岩层。

宽甲鱼属　*Laxaspis* gen. nov.

背甲较宽；背甲胸角扩展，呈扁平肥大的叶状，胸角末端向后远超过背棘末端；腹环内缘自眼孔向后逐渐弯向后中方，从而远离背甲侧缘；口孔呈横宽的椭圆形；眼孔位于背甲两侧，洞穿背甲；感觉沟末端呈多边形放射状；纹饰由基部呈放射状突起组成。

属型种：曲靖宽甲鱼　*L. qujingensis* sp. nov.

(插图 6；图版 III，3)

背甲宽约 13 厘米，长约等于宽；背甲中长(由吻缘至背棘末端的距离）约为宽的 3/4；吻缘具不明显的吻角；口孔椭圆形，长不及宽的 3/5；眼孔近圆形，距口孔的距离约为眼孔直径的 1/2；感觉沟游离端呈多边形放射状。

地点与层位　曲靖廖角山；早泥盆世，翠峰山组，泥灰岩段。

长吻宽甲鱼　*L. rostrata* sp. nov.

(插图 7；图版 III，1)

仅背甲前部保存，背甲大小可能与 *L. qujingensis* 接近；口孔、眼孔的形状和位置以

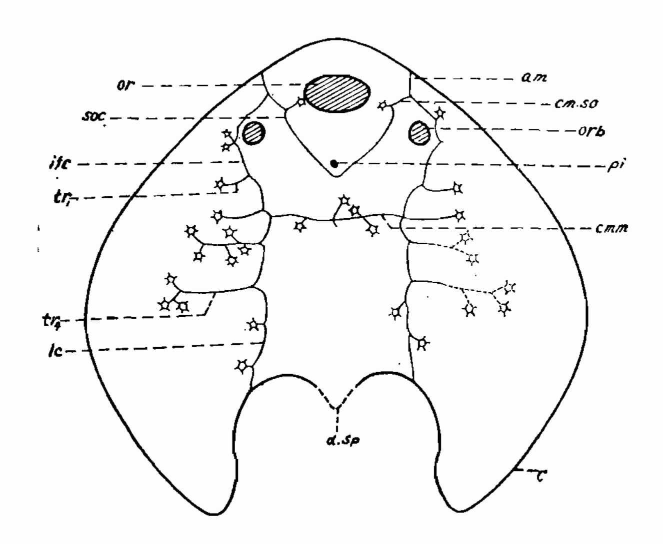


图 6 曲靖宽甲鱼 (*Laxaspis qujingensis* gen. et sp. nov.), 背甲背视 ×1/2。

am 前缘沟 (anterior marginal canal); c 胸角 (pectoral cornu); cmm 背中联络枝 (median dorsal commissure); cm. so 眶上联络枝 (supraorbital commissure); d. sp 背棘 (dorsal spine); ifc 眶下沟 (infraorbital canal); lc 主侧线沟 (main lateral canal, corresponding to median dorsal canal of Heterostracan and *Trematapsis*); or 口孔 (oral opening); orb 眼孔 (orbital opening); pi 松果孔 (pineal opening)。

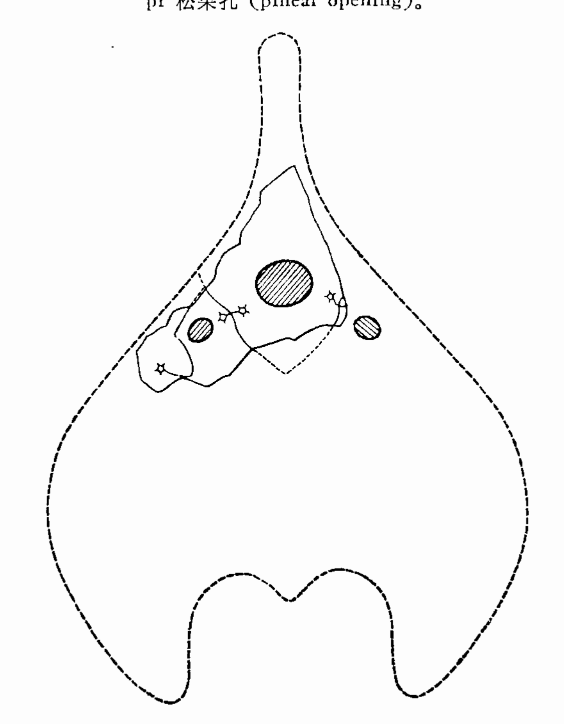


图 7 长吻宽甲鱼 (*Laxaspis rostrata* gen. et sp. nov.), 背甲背视 ×1/2。

及感觉沟的分布和纹饰都同 *L. qujingensis* 相似;但是 *L. rostrata* 具狭长而扁平的吻突,口孔较圆,口孔宽略大于长。

地点与层位　同 *L. qujingensis*。

东方鱼属 *Dongfangaspis* gen. nov.

个体较大的多鳃鱼类，背甲长约 20 厘米；吻缘圆钝；胸角叶状，不特别肥大；腹环内缘平行于背甲侧缘；口孔前缘较平后缘凸，宽大于长；眼孔洞穿背甲；松果孔位置靠前，约在两眼孔后缘联线上；感觉沟游离末端分叉呈树枝状；主侧线沟具 8 对发育的横枝；背甲纹饰不详，腹环纹饰由很小的粒状突起组成。

属型种：硕大东方鱼 *D. major* sp. nov.

（插图 8；图版 II，1）

唯一的种，特征从属。

地点及层位　四川江油雁门坝；早泥盆世，平驿铺组。

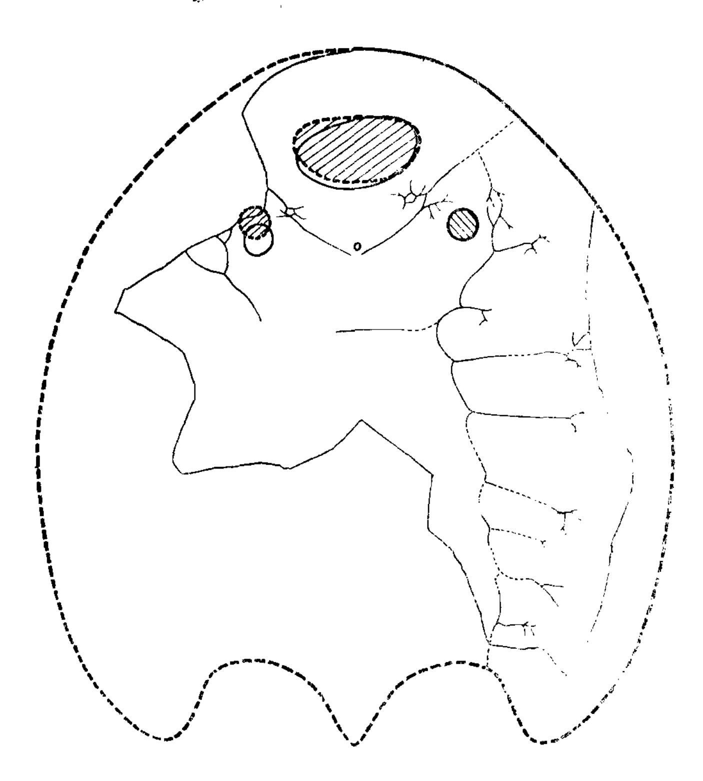


图 8　硕大东方鱼（*Dongfangaspis major* gen. et sp. nov.），背甲背视 ×1/2。

滇东鱼属 *Diandongaspis* gen. nov.

现有材料只保存背甲前部。吻缘圆钝；背甲侧缘显著凸出，因此背甲较宽；口孔似为横的椭圆形；眼孔洞穿背甲，椭圆形；感觉沟末端呈多边形放射状；纹饰由非常细小的粒状突起组成，每平方毫米约有突起 4 个。

属型种：西山村滇东鱼 *D. xishancunensis* sp. nov.

（插图9；图版 III, 2）

唯一的种，特征从属。

地点及层位 曲靖翠峰山西山村；早泥盆世，翠峰山组，砂岩段。

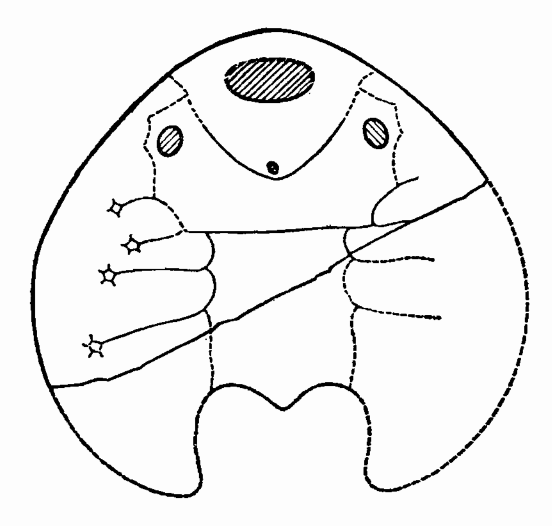


图9 西山村滇东鱼（*Diandongaspis xishancunensis* gen. et sp. nov.），背甲背视 ×2/3。

此外，多鳃鱼科（Polybranchiaspidae）化石于昭通边箐沟早泥盆世地层亦有发现，惟标本破碎种属不易确定。

华南鱼科 Huananaspidae Liu 1973

背甲略呈前窄后宽的三角形，吻端具狭长的吻突，胸角呈弯曲的镰刀状；口孔近于圆形；眼孔位于背甲两侧，洞穿背甲；具11对鳃穴；纹饰由小的疣突组成；感觉沟系统不详；延脑细长，小脑不发育，未与延脑分离开；半规管2个。

本科包括两属两种，其中 *Asiaspis expansa* 发现于广西六景早泥盆世莲花山组，尚未见于本区。

华南鱼属 *Huananaspis* Liu 1973

背甲自中部向后沿中线逐渐隆起为背脊，并向后突出于背甲后缘形成背棘；吻突长而扁平，口孔后缘向前凹进呈缺刻状；眼孔较大，朝向前侧方。

属型种：*H. wudinensis* Liu 1973

（插图 10）

Huananaspis wudinensis, 1973, 刘玉海，古脊椎动物与古人类，11卷，2期。

地点及层位 云南武定人民桥；早泥盆世翠峰山组。

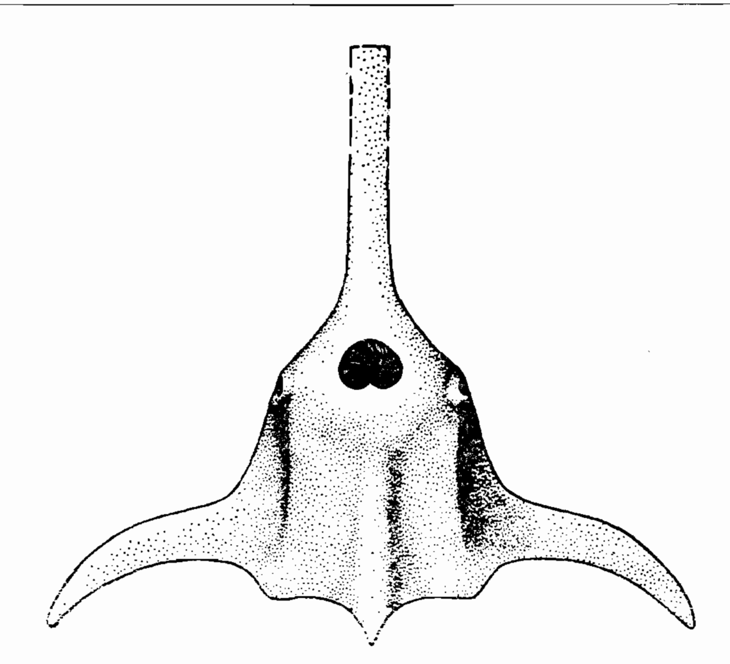


图 10 武定华南鱼（*Huananaspis wudinensis* Liu），背甲背视 ×3/5。（依刘玉海，1973）

团甲鱼科 Cyclodiscaspidae fam. nov.

背甲宽圆，呈团扇形；吻缘圆钝；后缘具背棘；胸角呈肥大叶状；腹环内缘自眼孔向后逐渐弯向后背方，从而越向后越远离背甲侧缘；眼孔位于背甲侧缘，呈缺刻状；口孔很宽，前缘稍凹，后缘略凸；感觉沟末端呈多边形放射状；眶上联络枝缺如；眶上沟呈漏斗状，两枝于后端不汇合；纹饰由细小的粒状突起组成。

团甲鱼属 *Cyclodiscaspis* gen. nov.

唯一的属，特征从属。

属型种：栉刺团甲鱼 *C. ctenus* sp. nov.

（插图 11； 图版 I, 2）

背甲宽可能大于长或接近于长；背甲眼前区甚短，眼孔前缘几达通过口孔中心的水平线；口孔宽为长的 2.5 倍；背甲侧缘具一列锯齿状小刺。

地点及层位 宜良喷水洞；早泥盆世，翠峰山组，泥灰岩段。

三歧鱼科 Sanqiaspidae fam. nov.

背甲略呈三角形，具细长而扁平的吻突，胸角呈棘状；口孔呈前凸后凹的新月形；眼孔位于背甲侧缘，呈缺刻状；感觉沟退化，仅有主侧线沟；甲胄后的躯干部分裸露，不具鳞片或骨片；只有尾鳍，其他鳍不存在，尾鳍可能为倒歪尾，鳍膜由钙化的内鳍条支撑；脊椎只有神经突发育，神经突形状一致，呈五边形。

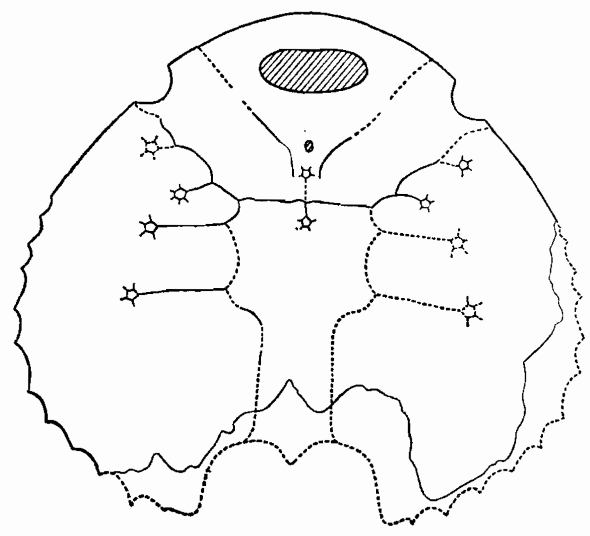


图 11 栉刺团甲鱼 (*Cyclodiscaspis ctenus* gen. et sp. nov.), 背甲背视 ×⅔。

三歧鱼属 *Sanqiaspis* gen. nov.

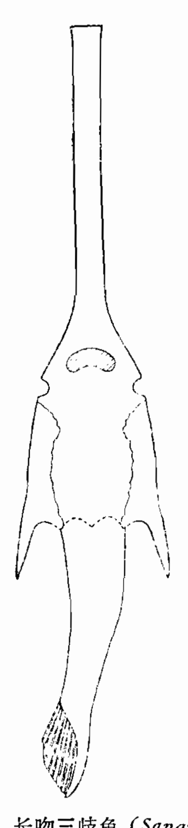


图 12 长吻三歧鱼 (*Sanqiaspis rostrata* gen. et sp. nov.), 全鱼复原图 ×1。

唯一的属,特征从科。

属型种: 长吻三歧鱼 *S. rostrata* sp. nov.

(插图 12—13; 图版 III, 4)

全长 95—110 毫米的小鱼; 背甲狭窄, 吻突极度延长, 达背甲中长的 2—2.5 倍; 胸角呈末端指向后侧方的狭长棘状, 胸角内角圆钝; 纹饰由极小的粒状突起组成。鳃穴 17 对。

地点及层位 四川江油雁门坝;早泥盆世,平驿铺组。

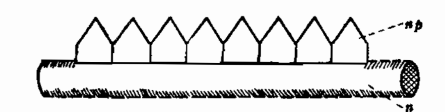


图 13 长吻三歧鱼 (*Sanqiaspis rostrata* gen. et sp. nov.), 中轴骨侧视 ×4。
n 脊索 (notochord); np 神经突 (neural process)。

昭通三歧鱼 *S. zhaotongensis* sp. nov.

(插图 14; 图版 III, 3)

背甲较宽; 胸角短; 胸角内角呈棘状,且基部两侧各具一短棘;纹饰由极小的粒状突起组成;感觉沟系统不详。

地点及层位 昭通边箐沟;早泥盆世,翠峰山组。

讨论　盔甲鱼类(包括 *Galeaspis* 及 *Nanpanaspis*) 的头甲虽然与骨甲鱼类的头甲惊人地相似，但是由于盔甲鱼类的感觉沟系统的分布、眼孔位置、“电区”的缺如，特别是舌咽弓以前的3对鳃室失去呼吸功能而加入口腔，因而深刻地不同于骨甲鱼类。因此，作者现在相信盔甲鱼类与骨甲鱼类代表单鼻孔类中的两个独立分枝。可能单鼻孔类中的另外两类——缺甲鱼类和圆口类，同盔甲鱼类的关系比同骨甲鱼类的关系更接近。

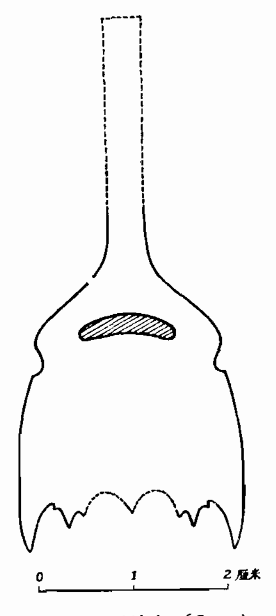


图 14　昭通三歧鱼 (*Sanqiaspis zhaotongensis* gen. et sp.), 背甲背视。

盔甲鱼类舌咽弓以前的3对鳃室加入口腔，前颌弓、颌弓的背部分完全退化，而腹部分却保持了原有的位置和形状，这个事实看来是不支持 Stensiö 关于缺甲鱼类和骨甲鱼类发育有锉舌 (rasping tongue) 的假设。圆口类锉舌的产生是与它们的寄生生活相适应的，而古老的无颌类显然是以细小的浮游生物和有机颗粒为食饵，同时在志留纪、泥盆纪时期很难找出可供它们猎获的寄主。

由于异甲鱼类 (Heterostraci) 的内骨骼未曾骨化或钙化，因此迄今未发现保存内骨骼的化石，由于这样的原因，对其内部构造只是从杯甲鱼 (Cyathaspids) 和少数鳍甲鱼 (Pteraspids) 的甲胄内面的印痕得到部分了解，在这些印痕中得到比较一致解释的有脑的后部、松果器、半规管和鳃，而在甲胄外表则只有口、眼、松果点和外鳃孔得到确认。这样异甲鱼类是一个鼻孔还是一对鼻孔，和鼻孔在什么位置，就成了本世纪廿年代以来长期争论的问题。与此相联系，在关于圆口类起源问题上，产生了一元和二元两派不同主张。

按照凯尔 (Kiaer, 1924, 1928, 1932) 的观点，认为杯甲鱼 (Cyathaspids) 背甲内面靠近吻缘的一对凹陷当代表一对嗅囊，因此相信异甲鱼类具一对外鼻孔，并把 *Poraspis polaris* 眶前突腹缘的一个缺刻解释为外鼻孔位置(Kiaer et Heintz, 1935)。以后的古生物工作者虽然多数相信凯尔对异甲鱼类嗅囊的解释，但是在外鼻孔的位置上或者是否存在外鼻孔，由于缺乏确切的证据，看法很不一致。基于对嗅囊和鼻孔的解释，凯尔认为这是异甲鱼类同骨甲鱼类、缺甲鱼类以及圆口类之间很重大的差别，由于后三者都只有一个鼻孔和一个嗅囊，并具有特殊发育且和嗅囊相连的垂体囊，因此应为一个相近的支系。所以他把骨甲鱼类、缺甲鱼类和圆口类列为一个大类，作为这个大类的统称，凯尔采用了 Haeckel 1895 年用过的单鼻孔类 (Monorhina) 这个名称。在凯尔看来异甲鱼类则和有颌脊椎动物一样，均具一对鼻孔，且嗅囊与垂体囊没有联系。因而他把异甲鱼类和有颌脊椎动物称为双鼻孔类 (Diplorhina)，并一度认为异甲鱼类可能是板鳃类的祖先。

斯天秀 (Stensiö, 1927, 1932, 1958, 1964) 虽然赞同凯尔这样的观点，即异甲鱼类同骨甲鱼类、缺甲鱼类之间有着重大差别。但是他认为这个差别主要在于吻的构造上，骨甲鱼类、缺甲鱼类是和七鳃鳗一样，它们的吻系由脏骨前部，即“上唇” (upper lip) 向上翻卷形成的。而异甲鱼类则象盲鳗那样，吻是由筛区 (ethmoidal region) 构成。因此斯天秀认为异甲鱼与盲鳗属于一个支系，而七鳃鳗则和骨甲鱼类、缺甲鱼类属于另一个支系。按照斯天

秀的解释，异甲鱼类的嗅囊应和盲鳗一样是和垂直囊相通的，并且不是一对而是一个（或确切地说，外观上虽是一个，但中间有薄膜将鼻腔隔开成两个），推测嗅囊的位置应当恰在松果器之前。至于杯甲鱼背甲内面靠近前缘的那对凹陷，斯天秀则解释为只是一个宽的鼻前窦（prenosal sinus），也就是垂体囊在嗅囊以前的那部分的印痕。在这个解释的基础上，斯天秀推测异甲鱼象盲鳗那样有两个不成对的鼻孔，前面的一个为外鼻孔，或称鼻垂体孔，位于吻的腹面口孔之上，而后面的一个内鼻孔则开口在口鳃腔，为此他进一步推测在口腔和鼻前窦之间存在有下鼻腭板（palatosubnasal lamella），该板将口孔和口腔同鼻前窦隔开。

虽然在多鳃鱼初次发现时，作者曾将其列为异甲鱼类中的一个目（刘玉海，1965），由于多鳃鱼每对鳃囊具有各自的外鳃孔，骨化的内骨骼、及具有鳍条支持的鳍等这些有别于异甲鱼的特征，现在看来把多鳃鱼列为与异甲鱼类并列的分类等级也许更恰当。尽管如此，在无颌类中多鳃鱼显然与异甲鱼类有着最亲近的关系。因此，多鳃鱼对于我们认识异甲鱼类的性质是非常有利的对比材料。首先，我们现在可以肯定的说，异甲鱼类同多鳃鱼一样不存在外鼻孔。正因为这样，在大量异甲鱼类的材料中从未曾发现令人信服的外鼻孔。实际上，象 Drepanaspids, Psammolpids, Hibenaspids, obbraspids 等这样的异甲鱼，如果存在外鼻孔，应该是显而易见不难于发现的。因此，奥布鲁契夫（Obruchev, 1964）怀疑异甲鱼不存在外鼻孔是有根据的。其次，我们可以指出，异甲鱼类有着和多鳃鱼同样位置的一对内鼻孔。Wills (1935) 曾经指出 *Anglaspis insignis* 与 *Arckegonaspis integer* 在具有呼吸功能的鳃穴之前，位于两眼孔之间尚有一对凹陷，这对凹陷在 *Anglaspis insignis* 呈近于横长的椭圆形（本文插图 15, f. na; Kiear 1932, 图版 VI, 1; Wills, 1935, 图版 I, 3, 4, 插图 1, de），而在 *Arckegonaspis integer* 则呈短沟状（fig. 1, Jaekel, 1927），上述凹陷与正常鳃穴不同，没有输出管与其对应。按照 Wills 的解释，这对凹陷可能是血管或鳃穴，而 Tarlo (Tarlo and Whiting 1965) 则认为是肌节印痕，现在与多鳃鱼对照，可以肯定应为内鼻穴的印痕，只是在这里前颌脊和前颌鳃穴没有显示出来，可以相信异甲鱼类的内鼻孔同

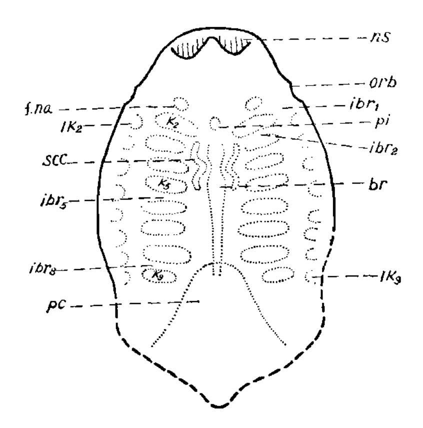


图 15 *Anglaspis insignis* v. *brevis* Kiaer, 背甲腹面印痕复原图。br 脑 (brain); f. na 内鼻穴 (internal nasal fossa); ibr_{1-8} 鳃间脊 1—8 (interbranchial ridges 1—8); lk 输出管 (excurrent duct); ns 可能为嗅囊 (perhaps representing nasal sacs); orb 眼孔 (orbital opening); pc 围心区 (pericardial area, probably corresponding to the pericardial cartilage of *Petromyzon*); pi 松果器 (pineal organ); scc 半规管 (semicircular canals)。

多鳃鱼一样也是开在内鼻穴里。

异甲鱼类具备一对内鼻孔，而不存在外鼻孔的确认，看来异甲鱼类背甲内面靠近吻缘的一对凹陷作为一对嗅囊的解释可能是正确的，同时排除了异甲鱼类嗅囊与垂体囊相联系的可能性。因此，异甲鱼类不可能是盲鳗的祖先，后者显然与骨甲鱼类、缺甲鱼类和七鳃鳗属于同一支系。当然，异甲鱼类同样不可能是有颌类的祖先，我们不可能设想只有次生内鼻孔的祖先，会产生出具有原生外鼻孔的后裔。因此，在双鼻孔类不包括有颌类的前提下，我们采取凯尔关于无颌类的分类观点，并把中国化石无颌类包括进去分类如下：

无颌类 (Agnatha)
单鼻孔纲 (Class Monorhina)
骨甲鱼亚纲 (Subclass Osteostraci)
盔甲鱼亚纲 (Subclass Galeaspida)
盔甲鱼目 (Order Galeaspiformes)
南盘鱼目 (Order Nanpanaspiformes)
缺甲鱼亚纲 (Subclass Anaspida)
圆口亚纲 (Subclass Cyclostomi)
双鼻孔纲 (Class Diplorhina)
腔鳞鱼亚纲 (Subclass Thelodenti)
多鳃鱼亚纲 (Subclass Polybranchiaspida)
多鳃鱼目 (Order Polybranchiaspiformes)
异甲鱼亚纲 (Subclass Heterostraci)

(1975 年 3 月 1 日收到)

LOWER DEVONIAN AGNATHANS OF YUNNAN AND SICHUAN

Liu Yuhai

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

(Summary)

In this paper 9 genura and 14 species of Lower Devonian agnathans from Yunnan and Sichuan, China are recorded. Among them 2 genura and 3 species belong to Galeaspids, 7 genura and 11 species to Polybranchiaspids.

In Galeaspids (including *Galeaspis* and *Nanpanaspis*) it is discovered that the premandibular, mandibular and hyoid compartments had been incorporated into the oral cavity and must have lost their respiratory functions. The dorsal parts of the premandibular and mandibular arches are completely reduced, but the ventral parts still remain unmodified in position and form. This fact does not seem to support Stensiö's supposition that the Osteostraci and Anaspida had a rasping tongue.

Although the head shield of the Galeaspids is wonderffully similar to that in

Osteostracans, but in the distribution of sensory canals, the position of orbital openings, especially the three branchial compartments anterior to the first branchial arch (innervated by n. glossopharyngeus) incorporating into the oral cavity, and the absence of the sensory field, the Galeaspids differ markedly from Osteostraci. The author believes that the Galeaspids and Osteoctraci represent two independent branches of Monorhina, and the Anaspida and the Cyclostomi are probably more closely related to Galeaspids than to Osteostraci.

The structures revealed by the new materials of the Polybranchiaspids include naked trunk, caudal fin, axial skeletons and the nueocranial floor and, especially the presence of a pair of internal nostrils.

The premandibular fossa in the Polybranchiaspids is shallower than the posteriorly located functional ones. In view of the absence of the branchial opening, it evidently has lost its respiratory function. In the middle of the premandibular fossa on each side, there is a deep, oval internal nasal fossa, into the antero-internal angle of the roof of which opens the slit-like internal nostril.

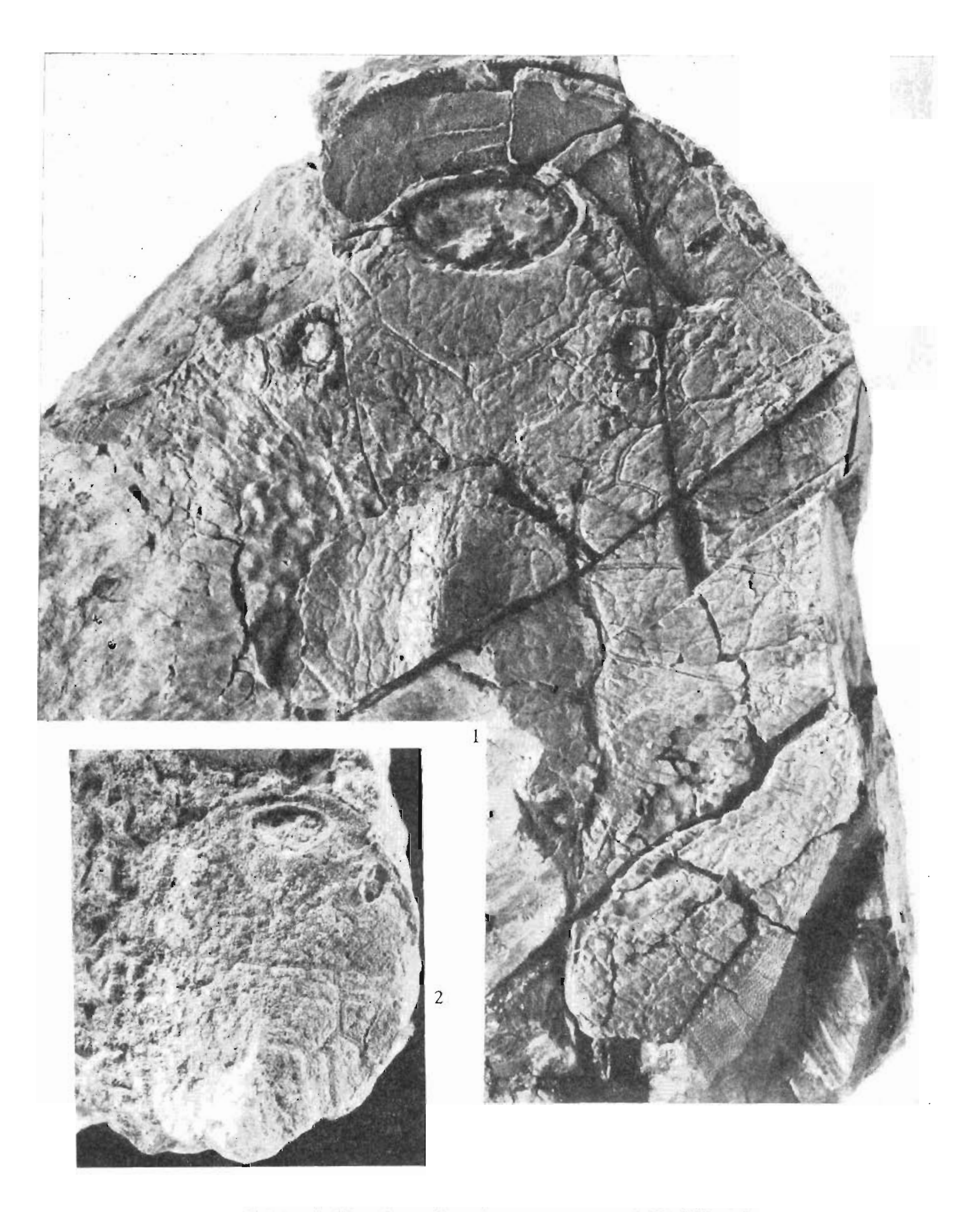
With the Polybranchiaspids as comparion, the present author believes that the external nostrils are absent in the Heterostraci as in the polybranchiaspids. If the external nostrils are present in such form as Psammosteids, Amphiaspids, Hibernaspids they are not difficult to be discovered. Wills (1935) had pointed in *Anglaspis insignis* and *Arckegonaspis integer,* in front of the functional branchial fossae there are a pair small oval depressions between the orbital openings. These depressions are considered by Wills to represented either a large blood-vessel or a reduced branchial fossa. While Tarlo (Tarlo and Whiting, 1965) interpreted them as myotomes. The present author believes them to represent a pair of internal nasal fossa, and the internal nostrils in Heterostracans open in the fossae as in the Polybranchiaspids.

In view of the present of the internal nostrils, the Heterostracans as well as Polybranchiaspids must bear a piared nasal sacs and it is probably correct to interprate that in the Heterostracans the paired depressions on the inner side of the dorsal shield just posterior to the maxillary brim represent the nasal sacs. This excludes the posibility that the Heterostracans bear nasal sac in connection with the hypophysial duct as was inferred by Stionsiö. Therefore, the Heterostracans can in no way be ancestral to the Myxnoids, which evidently belong to a natural group as Petromyzontids, Osteostracan and Anaspids. Likewise the Heterostracans are impossible to be ancestral to the gnathostomes, for it is hardly possible to believe that the forms with primary external nostrils are decended from the ancestor with only secondary internal nostrils.

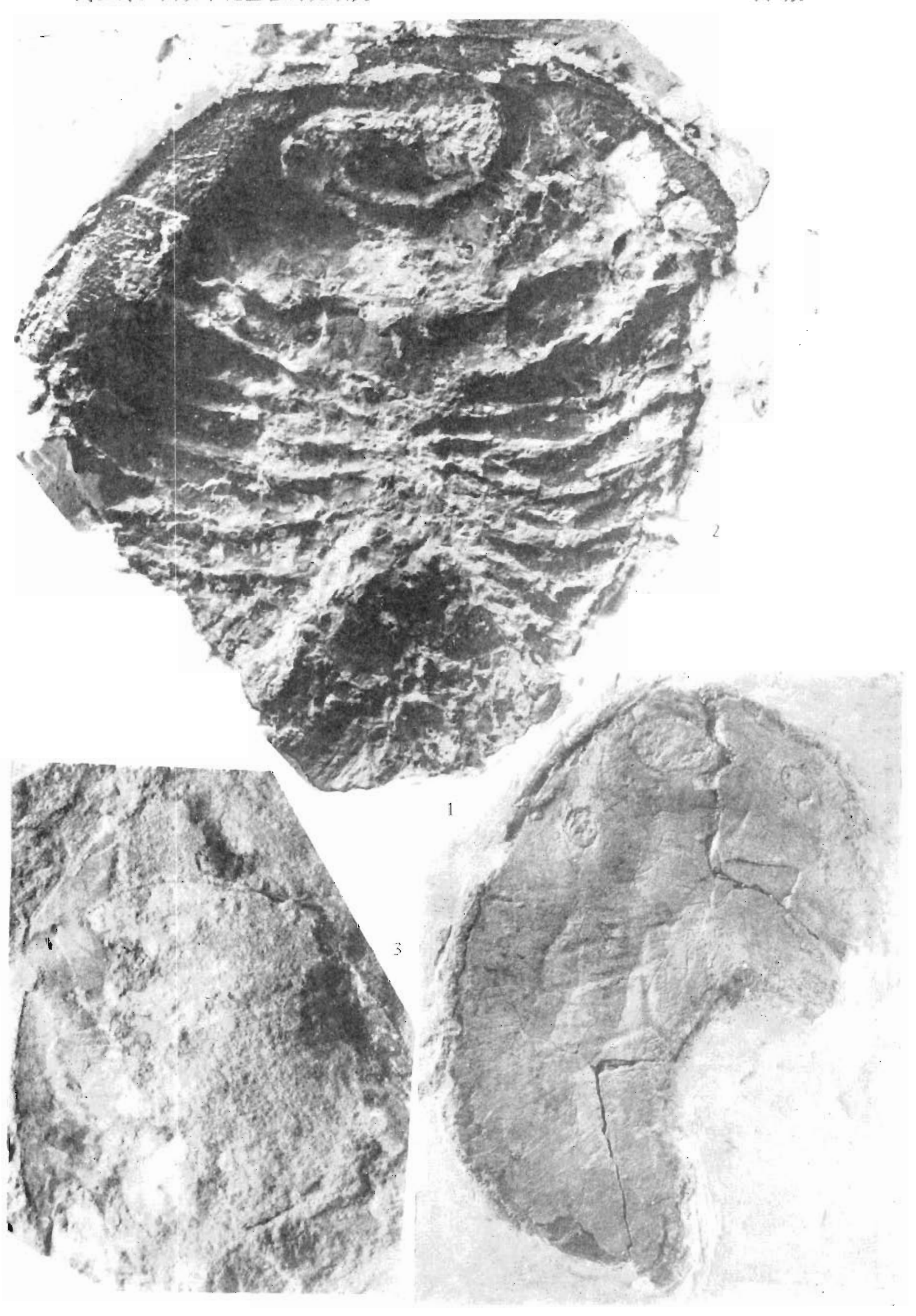




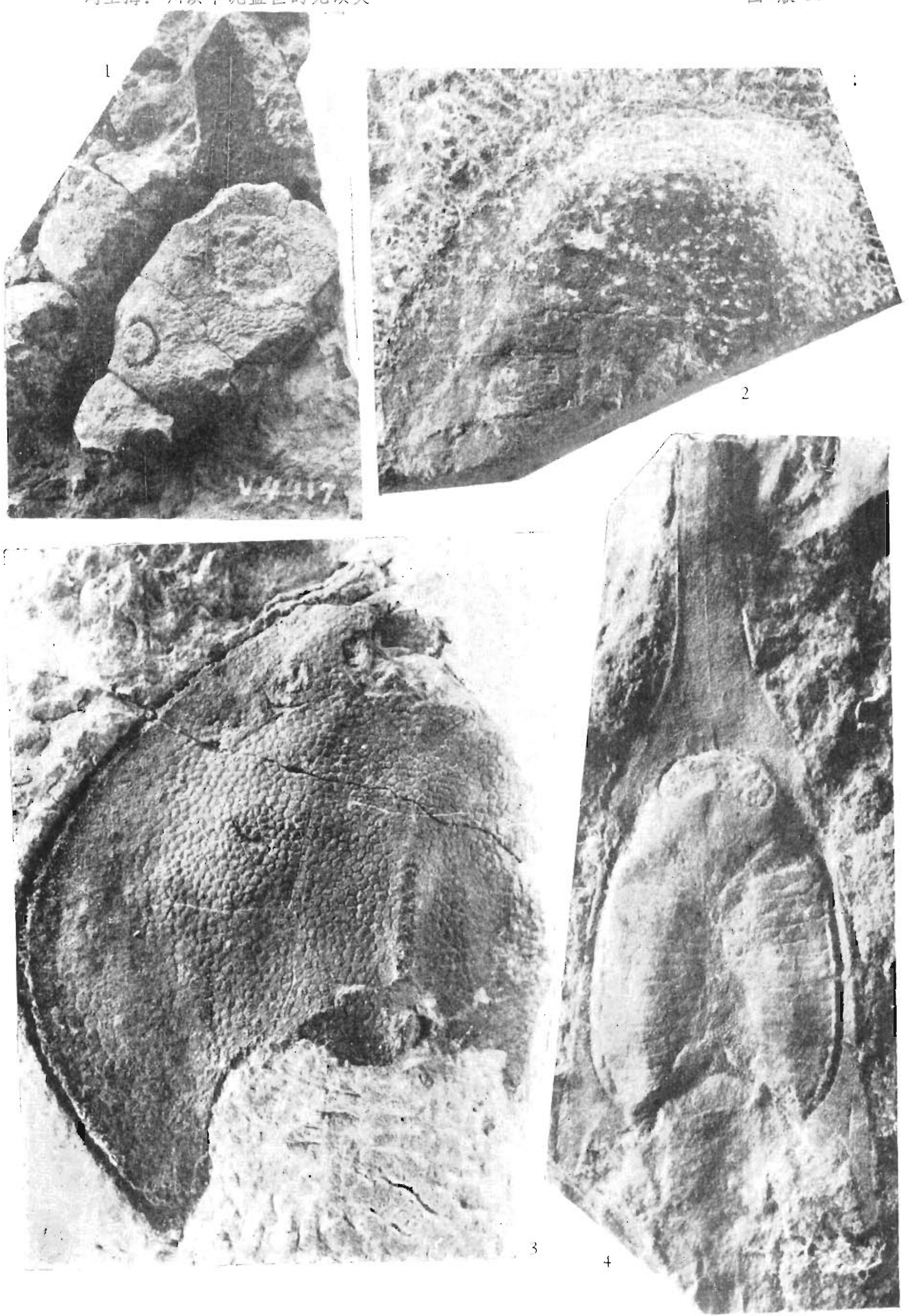
1. 徐家冲盔甲鱼 (*Galeaspis xujiachungensis* sp. nov.)，头甲腹视 V. 4415, ×2。
2. 栉刺团甲鱼 (*Cyclodiscaspis ctenus* gen. et sp. nov.) V. 4419, ×1



1. 硕大东方鱼 (*Dongfangaspis major*, gen. et sp. nov.), V. 4421, ×1。
2. 小甲多鳃鱼 (*Polybranchiaspis, minor* sp. nov.), V. 5018, ×3。



1. 玉龙寺多鳃鱼（*Polybranchiaspis yulongssus*, sp. nov.）, V. 4416, ×1。
2. 廖角山多鳃鱼（*Polybranchiaspis liaojiaoshanensis* Liu）, 背甲腹视 V. 3027. II, ×3。
3. 昭通三岐鱼（*Sanqiaspis zhaotongensis*, gen. et sp. nov.）, V. 4422, ×2.5。



1. 长吻宽甲鱼 (*Laxaspis rostrata* gen. et sp. nov.), V. 4417, ×1。
2. 西山村滇东鱼 (*Diantongaspis sishancunensis* gen. et sp. nov.), V. 4418, ×1。
3. 曲靖宽甲鱼 (*Laxaspis qujingensis* gen. et sp. nov.), V. 5017, ×1。